

Hommage de l'auteur  
F. 15  
Gérard Morel  
300.

L'IMPACT ECOLOGIQUE DE *QUELEA QUELEA* (L.)  
SUR LES SAVANES SAHELIENNES  
RAISONS DU PULLULEMENT DE CE PLOCEIDE

par Gérard MOREL

*Station d'Ornithologie, ORSTOM, Richard Toll, Sénégal.*

Sous un titre commun nous réunissons ici deux études sur le Mange-mil du Sénégal. La première regroupe les données numériques sur les biomasses végétale et animale utilisées par une colonie nidificatrice de ces Tisserins, ainsi que sur l'activité des parents au cours de l'élevage. La deuxième, reprenant les résultats d'une étude synécologique sur l'avifaune de la basse vallée du fleuve, tente de dégager les facteurs qui paraissent avoir assuré à cette espèce l'incontestable supériorité qui lui a valu l'attention de tant de biologistes.

BIOMASSES VÉGÉTALES ET ANIMALES UTILISÉES PAR UNE COLONIE  
DE *Quelea* ET CONSIDÉRATIONS SUR LA REPRODUCTION

Le *Quelea* peut être considéré comme l'un des principaux Vertébrés utilisateurs de la production primaire des savanes à Graminées du Sahel. Le rôle que ce Passereau joue dans cette biocénose est en effet particulièrement grand au cours de la nidification. Brusquement, des centaines de milliers (voir des millions) de ces oiseaux se concentrent sur un faible emplacement et pendant un mois prélèvent sur un territoire restreint une quantité considérable de matières végétales et animales. Une colonie de *Quelea* utilise en effet des chaumes verts et souples pour construire ses nids, et des graines de Graminées sauvages (ainsi que de nombreux Invertébrés) pour nourrir ses jeunes. Tout ceci est bien connu, mais aucune estimation de ce prélèvement n'avait été tentée jusqu'ici. Pour combler cette lacune, nous avons essayé de calculer la quantité de matière végétale et animale qu'une colonie prélève au cours de son cycle complet. Cette tentative a été faite en 1960, près du lac R'Kiz, dans le Sud-Ouest de la Mauritanie.

14 AVR 1969

*Estimation du nombre de nids à l'hectare.* — Beaucoup de chiffres ont été fournis, principalement par les services chargés de la destruction des *Quelea*. Mais il est rarement indiqué quelle méthode de comptage a été employée. Faute de cette précision, il est à craindre que la plus grande fantaisie ait servi de norme dans la plupart des cas. En réalité, il n'est pas facile d'arriver à une bonne approximation si l'on manque de temps et de moyens. Nous avons pour notre part, procédé ainsi : Dans un premier temps nous avons effectué un *décompte exact* de tous les nids sur un ou plusieurs arbustes considérés comme représentatifs de la colonie ; pour faciliter l'opération, l'arbre était abattu et les nids détachés un à un. Dans le cas présent nous avons ainsi pu calculer qu'un tel « arbre-type » supportait 350 nids. Nous avons ensuite étudié la *répartition* des arbres par catégories, selon leur nombre de nids estimé par comparaison avec l'arbre-type. Le décompte

TABLEAU 1

CLASSEMENT DES ARBRES SELON LE NOMBRE DE NIDS QU'ILS PORTENT  
(SUR 2 HECTARES)

Nombre moyen de nids par arbre	Nombre d'arbres	Total des nids
50	20	1 000
100	10	1 000
200	14	2 800
300	10	3 000
400	5	2 000
500	7	3 500
600	5	3 000
700	3	2 100
800	3	2 400
900	0	0
1 000	4	4 000
	<hr/> 81	<hr/> 24 800

eut lieu sur deux hectares. La lecture du Tableau 1 montre que les arbres de la colonie étudiée en 1960 étaient en moyenne peu garnis : de 100 à 300 nids. Les arbres comptant 500 nids étaient rares. En effet le peuplement végétal était constitué principalement de Gommiers (*Acacia senegal*) arbustes très épineux qui ne dépassent pas quatre mètres de haut. En possession des données

TABLEAU 2

NOMBRE DE VISITES DES PARENTS A LEUR NID PENDANT L'ÉLEVAGE

Dates	Visites du mâle		Visites de la femelle		Visites des deux sexes	
	Nombre total pour les 6 nids	Nombre moyen par nid	Nombre total pour les 6 nids	Nombre moyen par nid	Nombre total pour les 6 nids	Nombre moyen par nid
19 - IX	28	4,6	28	4,6	56	9,3
21 - IX	23	3,8	32	5,3	55	9,1
23 - IX	37	6,1	45	7,5	82	13,6
25 - IX	29	4,8	41	6,8	70	11,6
27 - IX	24	4,0	34	5,6	58	9,6
Totaux...	141	4,7	180	6,0	321	10,7

N. B. — *L'éclosion du troisième oisillon eut lieu le 18 septembre.  
Les premières sorties du nid eurent lieu le 28 septembre.*

précédentes, il est alors facile de calculer le nombre total de nids à l'hectare : 12 400 dans le cas présent.

*Poids de l'herbe employée pour le tissage des nids.* — Le poids moyen d'un nid sec a été mesuré, après séchage de 50 nids : soit 15 g par nid. Ainsi, la quantité d'herbe utilisée pour le « tissage » des 12 400 nids présents sur un hectare était de 186 kg.

*Poids des graines et insectes consommés par une colonie d'un hectare.* — Pour évaluer la quantité de nourriture consommée par une colonie au cours de son existence, nous avons compté le nombre moyen de visites des parents à leur nid et prélevé les jabots des adultes au moment où ils s'apprêtaient à nourrir leurs poussins.

Tous les nids choisis, aussi bien pour compter le nombre moyen de visites des parents que pour calculer le poids de nourriture apportée par les parents, contenaient *trois oisillons*. Six nids d'un même arbre, dont l'entrée était bien visible, furent pourvus d'une étiquette métallique (il n'était pas possible d'observer à la fois sans risque d'erreur un plus grand nombre de nids). L'observation eut lieu de 7 h à 19 h (entre le premier et le dernier nourrissage) et était assurée par deux personnes se relayant, l'auteur et un assistant. Elle n'avait lieu que les jours impairs, tandis que les jours pairs étaient réservés au prélèvement du contenu des jabots. Les observations ne commencèrent qu'avec l'éclosion du troisième oisillon (19 septembre) et prirent fin dès la première sortie du nid (28 septembre). Les résultats sont rassemblés dans le Tableau 2. On voit que le nombre moyen de visites fut de 10,7 par jour.

Pour connaître le poids de la nourriture reçue par les oisillons à chaque visite, plusieurs techniques pouvaient être employées : la méthode des colliers par laquelle on empêche les poussins de déglutir la becquée qui est ensuite recueillie dans le gosier, pesée des oisillons avant et après la visite des parents donnant par différence le poids de la becquée, capture des parents au moment où ils s'apprêtent à nourrir. Toutes ces méthodes présentent des inconvénients pratiques et sont entachées d'erreurs. Après plusieurs essais, c'est la dernière qui fut retenue. Cette technique, certes expéditive et peu élégante, n'est applicable qu'aux espèces pour lesquelles le souci de la protection ne se pose pas ! Les jours pairs, l'arbre où nous comptions le nombre de visites des parents était délaissé et nous nous installions dans une autre partie de la colonie ; une dizaine de nids à trois oisillons choisis de manière à être facilement surveillés étaient marqués d'une étiquette de métal. Lorsque l'un des parents s'approchait d'un nid étiqueté, le jabot gonflé, il en était immédiatement écarté puis tué à l'aide d'un fusil de petit calibre. La principale difficulté tenait à l'obligation de ne tuer que l'oiseau désiré afin

de ne pas troubler les autres nichées. Le jabot de l'individu sacrifié était aussitôt vidé et son contenu gardé dans un flacon de solution formolée. Au laboratoire, les Invertébrés furent séparés des graines et les deux lots séchés à l'étuve jusqu'à poids constant.

*Poids des graines consommées.* — Le Tableau 3 nous donne le *poids moyen des graines apportées par un adulte à chaque visite* : soit 0,288 g. La consommation quotidienne de graines pour chaque nid est donc de :  $0,288 \times 10,7$  visites, soit 3,08 g par nid. La colonie prélève donc chaque jour :  $3,08 \times 12\,400$  nids, soit 38,19 kg par hectare, ce qui donne pour une période de 18 jours d'élevage, un total de 687,45 kg.

TABLEAU 3

RÉSULTATS DES PRÉLÈVEMENTS DE JABOTS SUR LES *Quelea* ADULTES

Dates	Nombre de jabots prélevés	Nombre total de graines	Nombre moyen de graines par jabot	Poids sec total des graines (en g)
20 - IX	8	2 690	336	2,50
22 - IX	11	1 648	149	1,63
24 - IX	10	2 650	265	2,70
26 - IX	12	4 539	378	4,89
28 - IX	11	3 232	293	3,30

N. B. — *L'éclosion du troisième oisillon eut lieu le 18 septembre. Les premières sorties du nid eurent lieu le 28 septembre.*

Il faut ajouter à ce chiffre la consommation des adultes. Si nous supposons, ce qui est plausible, qu'un couple consomme autant pour lui-même que pour sa nichée, l'on obtient pour une période d'un mois :  $3,08 \times 30$  jours  $\times 12\,400$  couples = 1 145 kg. Au total la colonie entière (parents et jeunes) consomme donc :  $1\,145 + 700 = 1\,845$  kg de graines.

*Poids d'insectes consommés.* — Sur le Tableau 3 bis on remarque que seuls les jabots des 26 et 28 septembre ont fait l'objet d'une analyse complète, les sachets contenant les insectes des trois autres prélèvements ayant été égarés. Notre estimation de la consommation d'insectes est donc plus imparfaite que celle de la consommation de graines. D'après le Tableau 3 bis, le poids sec moyen des insectes apportés par un adulte à chaque visite est de

0,09 g. Ce qui, pour 24 heures, correspond à un total de  $0,09 \times 10,7$  visites = 0,963 g par nid — soit par jour et par hectare : 0,963 g  $\times$  12 400 nids = 11 941 g. Pendant 18 jours de nourrissage la

TABLEAU 3 BIS  
CONTENU DES JABOTS DE *Quelea* ADULTES

Poids sec moyen des graines par jabot (en g)	Poids sec total des insectes (en g)	Poids sec moyen des insectes par jabot (en g)	Poids sec total des graines et insectes (en g)	Poids sec moyen des graines et insectes par jabot (en g)
0,312	non pesé	non pesé	non pesé	non pesé
0,148	—	—	—	—
0,270	—	—	—	—
0,407	0,812	0,067	5,702	0,474
0,300	1,261	0,114	4,561	0,414

consommation d'Insectes est ainsi de :  $11\,941\text{ g} \times 18 = 214,9\text{ kg}$  par hectare. Les adultes, quant à eux, ne consomment pratiquement pas d'Insectes.

#### ANALYSE ET DISCUSSION DE CES RÉSULTATS

A) *Les matériaux de construction et la strate herbacée.* — Sur la colonie où nous avons obtenu nos chiffres, la densité des nids à l'hectare était relativement faible : 12 400 nids ; peu d'arbres portaient plus de 300 nids. Il arrive même que certaines années des arbrisseaux n'aient qu'une dizaine de nids et que la colonie elle-même soit réduite (Morel et Bourlière, 1955 ; Lack, 1966). En revanche, on a observé des lieux de nidification où la densité des arbres était de 300 à l'hectare, avec 300 nids en moyenne par arbre, soit environ 100 000 nids au total. Dans ces conditions, sur la même base de calcul que plus haut, on obtient les consommations suivantes :

- 1 500 kg d'herbe sèche pour la construction des nids ;
- 5.544 kg de graines pour l'élevage des jeunes ;
- 9 240 kg de graines pour la nourriture des adultes pendant un mois.

A quel pourcentage de la production graminéenne de la savane sahélienne correspond un tel prélèvement ? Pour tenter de le savoir nous avons procédé dans les environs de la colonie étudiée à des pesées du tapis graminéen. Sur cinq quadrats de 1 m<sup>2</sup> toute l'herbe fut soigneusement coupée au ras du sol, séchée, puis pesée. La biomasse herbacée à l'hectare ainsi calculée fut de 700 kg. Ce chiffre semble moyen si on le compare à ceux obtenus sur notre secteur d'étude au Sénégal : 592 kg en 1961 et 2 000 kg en 1964 (Morel, 1967). La comparaison de ces chiffres fait immédiatement apparaître que la quantité d'herbe prélevée par les *Quelea* pour la construction de leurs nids représente une fraction appréciable de la production du tapis graminéen du Sahel : 27 % pour la colonie étudiée. Si les colonies sont plus peuplées (100 000 nids à l'hectare) la consommation d'herbe peut alors excéder franchement la production à l'hectare d'une année moyenne. Les chiffres ci-dessus indiquent clairement que la présence de matériaux de construction en quantité suffisante peut être considérée comme un facteur limitant de la taille des colonies. Si les tisserins peuvent en effet se permettre d'aller ramasser leur nourriture à quelque distance — plus de 10 km parfois — il n'en va pas de même de la collecte de l'herbe nécessaire au « tissage » des nids. Les centaines de milliers d'oiseaux, voire les millions, que comptent les colonies doivent trouver dans les environs immédiats les longues herbes souples indispensables au tissage ; qui plus est, la construction ne traîne pas et est généralement achevée en moins d'une semaine. Pourtant, on n'a jamais signalé, à notre connaissance, que le sol d'une colonie fût dénudé. Les oiseaux éviteraient donc de dégarnir, au moins jusqu'à un certain point, le dessous des arbres.

B) *La nourriture prélevée par une colonie et le milieu.* — On est malheureusement encore dépourvu de données numériques sur la quantité de graines produites par les savanes que fréquente *Quelea*. Pour les Invertébrés les renseignements sont moins rares et la question paraît d'ailleurs moins ardue. Dans le secteur d'études de savane arbustive déjà mentionné, nous avons récolté sur nos quadrats :

- 196,89 g secs à l'hectare en septembre 1963 ;
- 583,92 g secs à l'hectare en novembre 1963 ;
- 704,85 g secs à l'hectare en octobre 1964.

Ces chiffres représentent la population totale d'Invertébrés récoltés sur le sol et jusque sous la litière des buissons. Ces Invertébrés n'étaient pas tous consommables par *Quelea*. Tel était le cas, par exemple, des gros Ténébrionides du genre *Pimelia* et des Scorpions (*Buthus*) qui représentaient un poids important. Par ailleurs, les valeurs ci-dessus ne sont certainement pas des maxi-

TABLEAU 4  
DÉTAIL DES ESPÈCES D'INVERTÉBRÉS  
DÉNOMBRES DANS ONZE JABOTS DE *Quelea*

Espèces	Catégories	Nombre
HÉMIPTÈRES HÉTÉROPTÈRES		
Pentatomidae :		
<i>Mecidea cadenati</i> Vill .....	adultes	6 mâles 1 femelle
	nymphes	9
	larve âgée	1
<i>Carbula</i> sp. ....	adultes	2
<i>Paramecoris</i> sp. ....	adultes	4
<i>Phricodes brouini</i> Vill .....	nymphes	2
	larve âgée	1
Berytidae :		
<i>Metacanthus</i> sp. ....	adulte	1
Coreidae :		
<i>Corizus hyalinus</i> F. ....	adulte	1
<i>Macina pasteuri</i> Vill. ....	adulte	1
Miridae :		
Espèce indéterminée .....	adulte	1
Reduviidae :		
<i>Coranus</i> sp. ....	nymphes	1
	larves	2
HOMOPTÈRES		
Cercopidae :		
Un débris d'adulte iniden- tifiable .....		1
Jassidae :		
<i>Hecalus</i> sp. ....	nymphes	1
	larve âgée	1
<i>Dorydium</i> sp. ....	adultes	2
<i>Athysanus</i> sp. ....	adultes	4
	nymphes	1
	larves	2
<i>Thamnotettix</i> sp. ....	adultes	10
	nymphes	18
	larves	4



TABLEAU 4 (suite)

ORTHOPTÈRES		
Acrididae :		
<i>Pyrgomorpha cognata</i> Kr. ...	larve 5° st.	1
	larve 2° st.	1
<i>Schistocerca gregaria</i> Forsk.	adultes grég.	6 (débris)
	nymphes sol.	1
PLANIPENNES		
<i>Myrmecaelurus atomarius</i> Ramb. ....	adulte	1
COLÉOPTÈRES		
Tenebrionidae :		
<i>Pimelia angulata</i> F. ....	larve jeune	1
<i>Leichenium pulchellum</i> Luc.	adultes	2
Curculionidae :		
<i>Anaemerus fuscus</i> Ol. ....	adulte	1 (débris)
HYMÉNOPTÈRES		
Sphegidae :		
<i>Ammophila</i> sp. ....	adulte	1 (débris)
<i>Cerceris</i> sp. ....	adulte	1 (débris)
Apidae :		
<i>Nomia</i> sp. ....	adulte	1 (débris)
LEPIDOPTÈRES		
Geometridae :		
Espèce indéterminée ....	nymphes	2
	larves	10
Noctuidae :		
Chenilles appartenant à des espèces indéterminables ..		2
ISOPTÈRES		
Termites non identifiés ....	Soldat 1	1
	Ouvriers	7
THYSANOURES		
Lepismatidae :		
<i>Ctenolepisma</i> sp. ....	adultes	3
	larves	7
ARAIGNÉES		
		6

mums, car certains terrains où nous n'avons pas fait de prélèvements hébergeaient bien plus d'Orthoptères visibles. Si l'on rapproche les deux valeurs :

Consommation d'une colonie d'un hectare par jour	Biomasse d'un hectare de savane
11 941 g	704 g

on constate qu'une colonie de un hectare épuiserait par jour la biomasse d'Insectes d'environ 17 hectares, soit 300 hectares pour la durée de l'élevage. Une colonie de 50 hectares, cas moyen, qui se nourrirait sur un rayon de 10 km disposerait de 30 000 hectares ; elle consommerait la biomasse présente sur 15 000 hectares environ. Ces chiffres montrent que l'influence du prélèvement d'une colonie de *Quelea* sur la faune d'Invertébrés d'une région donnée peut être importante. Dans le cas retenu ci-dessus, les *Quelea* élimineraient jusqu'à 50 % de la population d'Invertébrés. Bien que de tels calculs ne soient, de toute évidence, que de grossières approximations de la réalité, il n'en demeure pas moins qu'ils donnent une idée de l'ampleur de l'impact métabolique des *Quelea* sur la production primaire et secondaire des savanes sahéliennes.

Dans le Tableau 4, nous donnons ci-après l'analyse détaillée des Invertébrés prélevés dans douze jabots le 26 septembre 1960. Le Tableau 5 indique le pourcentage des différentes familles consommées. L'éclectisme alimentaire de *Quelea* y apparaît nettement. Les Odonates et les Lépidoptères adultes en sont absents, comme on pouvait s'y attendre de la part d'un oiseau qui ne chasse que peu les Insectes au vol.

Le prélèvement du 24 septembre (onze jabots), dont nous ne donnons pas le détail, présentait une plus forte consommation d'Orthoptères.

Le Tableau 6 donne la composition par espèces des graines consommées par les *Quelea*. La place qu'occupe *Cenchrus biflorus*, dont on sait combien les épillets armés de glumelles aristées sont irritants, est surprenante. Mais la distinction entre les graines nues de *Cenchrus biflorus* et de *Pennisetum* sp. n'est pas sûre. On remarque que *Brachiaria xantholeuca* est la graine la plus souvent ramassée. Enfin, la proportion des graines et des insectes semble varier d'une région à l'autre. Ward (1965) a trouvé que la quantité d'Insectes apportée par les parents diminuait au cours de l'élevage et cessait même complètement à la fin. Newton (1967) a observé le même changement de régime sur des Fringillidés en Angleterre. Ce ne fut pas le cas en Mauritanie où, pour les deux lots analysés, nous trouvons que la part d'Invertébrés est de 16 à 38 % du poids du jabot à la fin de l'élevage.

TABLEAU 5

FRÉQUENCE RELATIVE DES DIVERS GROUPES D'INVERTÉBRÉS  
DANS DOUZE JABOTS DE *Quelea* ADULTES PRÉLEVÉS LE 6-IX-1960

Orthoptères .....	616	53,4	%
Hétéroptères .....	104	9,0	%
Larves et nymphes .....	74	6,4	%
Hyménoptères et Névroptères .....	33	2,8	%
Homoptères .....	32	2,7	%
Araignées, Lépismes, Termites .....	23	1,9	%
Coléoptères .....	12	1,04	%
Résidus .....	259	22	%
	1 153		

N. B. — L'importance de la rubrique « résidus » provient de ce que *Quelea* triture ses proies avant de les avaler, ce qui gêne l'identification.

C) *La cadence des visites des parents.* — Le Tableau 2 met en évidence trois particularités du comportement nourricier des parents :

a) *La part inégale que prennent les sexes à l'élevage.* — En effet, la femelle fournit dans la majorité des cas un effort supérieur à celui du mâle. C'est ce que révèle également l'observation assidue des nids, comportement qui était passé inaperçu lors des études précédentes (Morel et Bourlière, 1955) : 6 visites en moyenne pour les femelles et 4,7 pour les mâles. Chaque couple a, par ailleurs, sa « personnalité ». Le couple 5 se partageait également les soins, alors que dans le couple 6, il n'y avait qu'une faible différence en faveur de la femelle. Ward (1965) remarque que la nichée de trois oisillons élevée par *Quelea* semble correspondre à un maximum puisque l'on trouve souvent que le dernier oisillon meurt de faim dans les nichées de quatre. Il cite cette observation — faite également par nous-même — à l'appui de la thèse de Lack (1954) selon laquelle les oiseaux ont une taille de ponte correspondant au plus grand nombre de poussins qu'ils peuvent nourrir, à l'encontre de l'opinion de Skutch (1949) selon qui les oiseaux des régions tropicales humides auraient adapté leur fécondité à leur mortalité. Or, il n'est pas sûr que les *Quelea* élèvent autant de jeunes qu'ils le peuvent puisque le mâle, dans de nombreux cas, se dépense moins que la femelle. On est alors tenté d'admettre avec Wynne-Edwards (1962) que, si le couple de *Quelea* nourrit un peu moins de jeunes qu'il le pourrait (au cas où le mâle augmenterait sa cadence de visites), c'est que le maintien du niveau de la population n'exige pas plus d'efforts !

TABLEAU 6  
COMPOSITION DE LA NOURRITURE GRAMINÉENNE DONNÉE AUX JEUNES *Quelea*.

Dates	Nombre de jabots examinés	<i>Cenchrus biflorus</i>	<i>Echinochloa colona</i>	<i>Panicum subalbidum</i>	<i>Brachiaria xantholeuca</i>	<i>Pennisetum violaceum</i>	Divers et indéter- minés
20-IX	8	17 %	30 %	43 %	3,5 %		5 %
22-IX	11	43 %			51 %	5 %	
24-IX	10	22 %			26 %	34 %	18 %
26-IX	12	13 %			66 %	12 %	9 %
28-IX	11	36 %			58 %	4 %	2 %

b) *Le faible nombre de visites* (moyenne : 10,7 pour le couple) si nous le comparons à celui d'autres espèces (Nice, 1943) :

<i>Parus major</i>	:	39,7 visites à l'heure.
<i>Melospiza melodia</i>	:	11,4 visites à l'heure.
<i>Quelea quelea</i>	:	$\pm 1$ visite à l'heure.

Cette cadence est très comparable à celle trouvée chez un autre Passereau tropical, le *Lagonosticta senegala*, 11 visites à l'heure. La différence dans le rythme des visites entre ces diverses espèces tient au mode de transport de la nourriture et aussi à la distance que les *Quelea* doivent parcourir. Chez la plupart des Insectivores les proies sont transportées une à une dans le bec ; les Granivores utilisent au contraire leur jabot comme récipient et celui des *Quelea* est visiblement distendu lorsqu'ils arrivent au nid. Les premières visites avaient lieu à 7 h 50 et les dernières à 18 h 50 — les parents ne disposant en effet que de 12 h d'éclaircissement. En comparaison, Summers-Smith (1953) a observé chez *Passer domesticus*, que les parents nourrissaient de 5 h à 20 h — soit pendant une quinzaine d'heures. A chaque visite, un adulte transporte en moyenne 0,378 g (poids sec) de graines et d'insectes. La période de plus grande activité se situe le matin entre 9 et 12 h, l'activité minimum s'observant entre 12 et 16 h, bien qu'il n'y ait jamais eu d'arrêt complet, sauf les 21 et 27 septembre. Les plus fortes températures ne réduisent pas *Quelea* au repos complet, mais aux heures les plus chaudes, il modère sa cadence. Ce repos, vers la mi-journée, est d'ailleurs pratiqué par la plupart des espèces, même dans les zones tempérées. De manière générale, un faible nombre de visites compensé par une grosse quantité de nourriture apportée chaque fois paraît adapté au mode de vie colonial. Une colonie, par sa taille, aurait vite épuisé la capacité alimentaire de ses environs immédiats si les oiseaux qui la composent ne pouvaient exploiter un vaste territoire. Le régime granivore qui permet à l'oiseau de transporter en un seul voyage beaucoup de nourriture d'une faible teneur en eau, donc de grande valeur nutritive, est certainement une condition importante du système colonial. Une colonie de Mésanges, avec leur mode de transport de la nourriture, est à ce point de vue inconcevable ! Ward (1965) estime que les *Quelea* perdent plus de temps en allées et venues qu'à ramasser la nourriture elle-même. La nécessité pour les deux sexes de collaborer à l'alimentation des jeunes est peut-être l'une des raisons qui ont maintenu la monogamie chez *Quelea* (Crook, 1965). Le Mange mil constitue en effet une exception notable à la règle donnée par Crook (1963) : « The evolutionary response has been to increase the productivity of individual males through polygamy and a precise timing of the breeding season to coincide with the period of maximum food supply ». Le nombre de visites que les parents peuvent rendre à leurs jeunes est donc limité par la distance à laquelle ils doivent aller se ravitailler.

Finalement, il semble que la nidification en immenses colonies, en interdisant le gagnage dans les environs proches du nid, aboutisse à la réduction de la nichée. Cet inconvénient est bien entendu compensé par l'excellent taux de succès des *Quelea*. Il serait intéressant de savoir si les petites colonies, elles, ont un nombre moyen de jeunes au nid plus élevé que les grandes. Dans ce cas, lorsque l'espèce serait particulièrement nombreuse, et nidifierait en colonies « trop » vastes, le nombre de poussins à l'envol serait plus faible que lorsque l'espèce, du fait de sa réduction, nidifierait en petites colonies. Il sera intéressant de vérifier cette hypothèse, toutes conditions étant égales, par ailleurs.

c) Une accélération de la cadence : de 9,3 le rythme passa à 13,6 le 23 septembre et à 11,6 le 25. Le 27, la fréquence tomba à 9,6. Notons que, en dehors de ces deux jours où l'activité fut vraiment accrue, le nombre de visites resta remarquablement fixe : de 9,3 à 9,6. Le maximum de visites correspond à la période de croissance des plumes, à l'âge de 6 à 9 jours ; il est permis de penser que cet effort est lié à l'augmentation de métabolisme qui en résulte.

\*\*  
\*\*\*

#### LES FACTEURS RESPONSABLES DU PULLULEMENT DES *Quelea*

Malgré le grand nombre de travaux entrepris sur cette espèce, il ne semble pas que l'on ait jusqu'à présent réussi à trouver les causes de son pullulement. Ce devrait être là, pourtant, un des objectifs les plus intéressants, tant pour l'écologiste que pour l'agronome. Plusieurs auteurs ont récemment apporté une contribution notable à notre connaissance de ce Plocéidé : Ward (1965 a et b) en précisant l'importance de la mortalité et de nombreux points de la reproduction et de l'alimentation ; Crook (1963 et 1964) en déterminant la place de *Quelea* parmi les autres Tisserins, surtout du point de vue éthologique. Pour notre part, nous avons, à partir de 1960, étudié l'ensemble de l'avifaune de la basse vallée du Sénégal de façon à préciser les relations écologiques des différentes espèces au sein de ce vaste écosystème (Morel G., 1967). Le propos de cette étude sera, en replaçant *Quelea* dans son « cadre » et en utilisant les résultats récemment acquis, de rechercher quels sont les éléments qui semblent responsables de sa supériorité sur les autres espèces.

*Méthodes de travail.* — Pendant une période de quatre ans, trois biotopes principaux de la vallée du Sénégal ont été étudiés de façon intensive.

— La savane arbustive sur un quadrat de 25 hectares.

— La forêt-galerie à *Acacia nilotica* sur une parcelle de 7 hectares.

— Les milieux humides qui comprenaient une rive du Sénégal,

une rive du lac de Guier, des rizières et des mares naturelles : environ 12 000 hectares.

Sur ces biotopes considérés comme représentatifs différentes mesures et recensements furent effectués à intervalles déterminés :

- Recensement mensuel de la population sédentaire et migratrice.
- Recherche systématique des nids chaque mois.
- Evaluation des biomasses végétales et animales à différentes périodes de l'année.
- Détermination du régime alimentaire de chaque espèce assez précise pour lui assigner une place dans l'écosystème.
- Détermination des dates de reproduction de la plupart des espèces.

Dans cet ensemble de données certaines éclairent particulièrement le problème *Quelea*, notamment : l'importance de la population des oiseaux granivores et la compétition qui doit jouer entre ces espèces.

*Importance des Granivores en savane sahélienne.* — Ward (1965) estime que, si le nombre d'espèces granivores est assez élevé, leur importance en tant que compétiteurs est faible : « In the dry season the numbers of these species are greatly reduced and those birds remaining are restricted to the (cooler) wooded areas near bodies of permanent water ». Et encore : « It is difficult to see what could be competing against *Quelea* for this food supply ». Lack (1966) reprend cette opinion : « There are many other seed-eating weaver-finches in tropical Africa, but they frequent other habitats, suggesting that Gause's principle is in operation ». Ce n'est pas exactement ce que nous observons, dans un milieu différent il est vrai. Le nombre d'espèces granivores est considérable et l'on ne peut d'emblée écarter l'hypothèse de la compétition. Les principales sont :

- |               |                                                                                                                                                        |
|---------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Anatidés      | : <i>Anas querquedula</i> et <i>A. acuta</i> .                                                                                                         |
| Scolopacidés  | : <i>Limosa limosa</i> et <i>Philomachus pugnax</i> .                                                                                                  |
| Colombidés    | : <i>Streptopelia turtur</i> , <i>St. decipiens</i> , <i>St. roseo-grisea</i> , <i>St. senegalensis</i> , <i>St. vinacea</i> et <i>Oena capensis</i> . |
| Pteroclididés | : <i>Pterocles exustus</i> .                                                                                                                           |
| Ploceidés     | : <i>Passer luteus</i> , <i>Passer griseus</i> , <i>Ploceus capitis</i> , <i>Pl. cucullatus</i> , <i>Euplectes afra</i> .                              |
| Estrildidés   | : <i>Lagonosticta senegala</i> , <i>Estrilda troglodytes</i> , <i>E. subflava</i> , <i>Euodice cantans</i> , <i>Uraeginthus bengalus</i> .             |

En tout une vingtaine d'espèces pour ne citer que les principales. On connaît assez bien les effectifs de certaines d'entre elles. Pour *Anas querquedula* on peut estimer que 50 à 100 000 hivernent chaque année dans le delta du Sénégal ; la population de *Philomachus* et de *Streptopelia turtur* paraît du même ordre de grandeur pour la même région. On sait aussi qu'au Sénégal sont

capturés chaque année quelque 6 à 8 millions d'Estrildidés et de Plocéidés comme oiseaux de cage, dont un tiers environ provient de la zone habitée par *Quelea*. La population des Tourterelles sédentaire est aussi très importante mais plus difficile à évaluer parce que ces espèces sont moins concentrées que *Streptopelia turtur*.

Il n'est pas exact que la population de ces granivores soit réduite en saison sèche : en effet, les Estrildidés se reproduisent de fin juillet à début mai, les *Pterocles exustus* de mars à juin et les Colombidés toute l'année (Morel et Morel, 1962). On doit même remarquer que chez les Pteroclididés et les Estrildidés le maximum de population se situe en saison sèche. Il est difficile de préciser jusqu'à quel point les énormes bandes d'*Anas querquedula* et de *Philomachus pugnax* entrent en compétition avec *Quelea* ; mais on sait que ces oiseaux aquatiques se nourrissent des graines des Graminées recouvertes par l'eau de crue du fleuve : ils consomment ainsi une nourriture qui serait disponible en saison sèche après la décrue.

Les analyses de contenus stomacaux, quoique insuffisantes puisqu'il s'agissait de connaître le plus grand nombre d'espèces possible, révèlent un fait surprenant : la très faible — pour ne pas dire nulle — spécialisation alimentaire des Oiseaux granivores. Canards, Tourterelles, Moineaux, Cailles, Gangas, Sénégalis se nourrissent des mêmes graines. Newton (1966) dans son étude des Fringillidés de Grande-Bretagne, a trouvé une plus grande spécialisation dans le régime, mais il est évident que dans la zone tempérée humide, malgré une certaine uniformité apportée par les cultures, la nourriture est beaucoup plus variée que dans une savane semi-aride. Cela n'exclut pas de nombreuses particularités, bien sûr : une Sarcelle d'été consomme aussi des Gastéropodes (*Bullinus*), des graines de *Nymphaea* ; *Streptopelia decipiens* et les *Ploceus capitalis* ajoutent à leur régime des baies de *Salvadora persica*, etc... Mais, dans l'ensemble, on peut affirmer que ces espèces sont granivores (consommatrices de graines de Graminées) et ne consomment que quelques espèces, pas plus de cinq. Ce ne serait donc pas par leur alimentation que ces espèces se différencieraient, mais plutôt par leur niche écologique générale. Emlen (1957, in Crook, 1964) était arrivé à une conclusion semblable après avoir comparé six espèces d'*Euplectes*. Il trouvait « different nest site requirements rather than differences in food ». Cette constatation ne va nullement à l'encontre du principe de Gause et semble applicable à d'autres catégories trophiques : les Piscivores par exemple. On trouve évidemment une certaine spécialisation suivant la dimension des poissons qu'ils capturent mais, hormis cette réserve, les Piscivores paraissent se nourrir des mêmes espèces de poissons. Une situation similaire se rencontre vraisemblablement chaque fois qu'une même sorte de nourriture se trouve



en abondance dans un milieu ouvert, sans cloisonnement efficace des biotopes. Les vastes plaines du Sénégal où toutes les espèces peuvent théoriquement se rencontrer en constituent un bon exemple. On doit donc se demander comment, en présence d'une même source de nourriture et parmi tous les autres Granivores, *Quelea* a pu constituer de tels effectifs ?

*Importance des Quelea.* — Il semblera certainement superflu de démontrer à ceux qui ont travaillé dans les savanes africaines et en particulier aux agronomes que *Quelea* est une des espèces les plus populeuses du monde. Le rappel de quelques faits ne sera cependant pas inutile. En 1953, il était question d'abandonner quelque 4 000 hectares de rizières dans la vallée du Sénégal devant l'ampleur des dégâts causés par *Quelea*. Une carte indiquant l'emplacement des colonies (Morel et Bourlière, 1955) dans la vallée du Sénégal en 1953 est significative : on y compte une quarantaine de colonies réparties sur 500 à 600 km. Malgré l'absence de données sûres, on peut avancer que la population de *Quelea* avant l'intervention d'une lutte anti-avienne organisée était de l'ordre de centaines de millions. Si l'on en croit les rapports fournis aux colloques de Dakar-Richard-Toll en 1955, de Livingstone en 1957 et de Bamako en 1960, la situation n'était pas moins florissante pour l'Oiseau dans les autres régions d'Afrique. Les essaims de *Quelea* étaient couramment comparées aux vols de Sauterelles !

C'est en effet l'Afrique entière au sud du Sahara qui est habitée par ce Plocéidé. Seule la ceinture forestière équatoriale et les galeries guinéennes sont évitées. Fait remarquable, un *seul genre monospécifique* couvre toutes les savanes du continent avec trois sous-espèces : *quelea* pour l'Ouest, *aethiopica* pour l'Est et *lathamii* pour le Sud. Encore y a-t-il chevauchement des aires de *quelea* sur *aethiopica* et d'*aethiopica* sur *lathamii* aux confins de leurs domaines respectifs. Cette répartition a été récemment étudiée par Ward (1966) et les cartes qu'il donne illustrent bien l'immensité de l'habitat de l'espèce.

Ward (1964) fait observer non sans quelque humour qu'à l'heure où l'on s'inquiète en Europe de l'action des insecticides sur les Oiseaux, en Afrique on s'efforce de détruire les *Quelea* par millions. On pourrait ajouter que les sommes dépensées pour cette action sont également à l'échelle de l'Afrique. Ward conclut, avec quelque pessimisme à notre sens, que l'espèce *Quelea*, malgré ce déploiement de forces, est encore prospère. Il est certain, en dépit de succès remportés localement, que ce Plocéidé pullule toujours en plusieurs régions d'Afrique.

*Raisons invoquées à tort pour expliquer l'extrême abondance de Quelea. Le surcroît de nourriture apporté par les cultures.* — Lorsque des rizières entières sont ravagées en quelques jours (60 hectares de riz précoce en septembre 1954 à Richard-Toll par exemple) l'exploitant cherche volontiers des raisons immédiates

à cette catastrophe. On a ainsi écrit que les *Quelea* s'étaient multipliés sous l'influence de la riziculture qui leur apportait un supplément de nourriture. Sans nier l'influence des cultures, il faut reconnaître que les dégâts des *Quelea* sont connus depuis longtemps (Williams, 1954) et que l'on a pu attribuer certaines famines anciennes aux ravages de ces Oiseaux. Certes, dans la mesure où les cultures de céréales sont réparties dans le temps, où la plaine cultivée remplace une savane boisée impropre à *Quelea*, il est possible que l'activité de l'homme profite à l'Oiseau. Mais les cultures occupent aussi des terrains où les Graminées sauvages abondaient autrefois ; de ce fait, les Granivores se voient privés de leur source habituelle de nourriture ; à la place, ils trouvent durant quelques jours une abondante récolte — d'ailleurs défendue par le cultivateur — alors que les graines sauvages une fois tombées sur le sol y demeuraient pendant toute la saison sèche. D'autre part, la proportion de céréales trouvées dans les jabots est faible dans l'ensemble (Ward, 1965). Les dégâts sont dus au moins autant au gaspillage — surtout au grain tombé — qu'à la consommation proprement dite ; c'est le cas du riz mûr qui tombe aisément des panicules lorsque les oiseaux s'y posent et se bousculent. Au Sénégal, le riz est mûr en décembre, et exceptionnellement en septembre-octobre : à cette époque, la saison des pluies s'achevant en octobre, il est difficile d'admettre que les ressources en graines sauvages soient gravement entamées. Les rizières n'apportent donc pas un complément nécessaire mais un supplément facile. Il faut abandonner l'hypothèse de Ward (1964 et 1965 a) selon laquelle les *Quelea* ne s'intéresseraient aux céréales que dans la mesure où la réserve de graines sauvages commence à s'épuiser. Vérifiée ça et là, elle ne peut être généralisée : toute l'histoire de Richard-Toll prouve le contraire.

*Une fécondité exceptionnelle.* — Williams (1954) pense qu'au Kenya les *Quelea* feraient plusieurs pontes par an. Mais cette affirmation ne semble pas avoir été confirmée par d'autres auteurs. Tous ont trouvé une ponte unique ; au Sénégal, on a de fortes présomptions en faveur d'une deuxième ponte certaines années ; ce serait le cas des pontes tardives. Les pontes de remplacement consécutives aux destructions des colonies seraient assez communes. En volière, la deuxième ponte a été observée (Morel et Bourlière, 1955). *In natura* les preuves formelles, par le marquage des oiseaux, manquent encore. Cependant, même s'il y a double ponte, on ne peut parler d'un oiseau prolifique puisqu'il ne produit, au départ du nid, qu'environ 1,9 jeunes par nid (Morel et Bourlière, 1955). Ward (1965) donne un chiffre comparable pour la Nigéria.

*Facteurs pouvant rendre compte du pullulement de QUELEA.* — Dès 1957, Lourens proposait une liste des causes de la pullulation de *Quelea*. Il y incluait : a) le très faible taux de mortalité des

jeunes, b) le manque de prédateurs en quantité appréciable, c) la mobilité qui permet à l'oiseau de trouver rapidement le site de reproduction le plus convenable, d) le manque de maladies, et e) une longévité naturelle d'au moins cinq ans.

Les points a, b et c sont à notre avis à retenir ; les deux autres paraissent moins convaincants.

Nous avons déjà souligné le fait que la spécialisation des Granivores ne portait pas essentiellement sur le choix de la nourriture mais plutôt sur divers éléments du comportement ou de la niche écologique. Tous ces éléments n'ont pas la même valeur et notre connaissance des différentes espèces est encore lacunaire. Sept facteurs me semblent avoir assuré au *Quelea* sa suprématie numérique :

- 1) l'abondance du type de nourriture exploitée ;
- 2) sa bonne capacité voilière ;
- 3) sa faible dépendance vis-à-vis des sources d'eau libre ;
- 4) sa résistance à la chaleur ;
- 5) le caractère grégaire et synchronisé de sa reproduction ;
- 6) sa grande capacité d'adaptation.

Examinons un à un ces facteurs, en comparant le *Quelea* avec les autres Oiseaux de la basse vallée du Sénégal.

1) *L'abondance du type de nourriture exploitée.* — Comparés aux Oiseaux des autres catégories trophiques, les Granivores se placent à part. En savane arbustive, les Insectivores exploitent une nourriture saisonnière et périssable qui exige, soit que la population s'ajuste sur le minimum de nourriture si elle est sédentaire, soit qu'elle émigre lorsque les Insectes se raréfient. C'est chez les Insectivores que les fluctuations locales de population sont les plus marquées. Les Oiseaux à régime mixte (polyphages) peuvent compenser le défaut d'une source de nourriture par l'autre. De fait, au Sahel, les Oiseaux polyphages sont les plus nombreux, et de plus forte taille, que les Insectivores. Les Granivores en revanche sont bien représentés et leur population se voit même renforcée chaque année par un influx de migrants : *Limosa limosa*, *Philomachus pugnax*, *Anas querquedula* et *A. acuta*, *Coturnix coturnix* et *Streptopelia turtur*. Pour cette catégorie de consommateurs la nourriture est produite une fois pour toutes, pendant la saison des pluies ; elle demeure ensuite disponible sur le sol jusqu'aux pluies de l'année suivante. Cette réserve de nourriture permet une relative stabilité aux populations granivores. Par son abondance, elle permet aussi une *forte biomasse de consommateurs*. Bien que la production de graines dans nos savanes sahéliennes n'ait encore fait l'objet d'aucune évaluation et que toutes les Graminées ne produisent pas des graines de même valeur nutritive pour les oiseaux, il ne fait aucun doute que cette production est énorme. Toute l'Afrique peut être assi-

milée, en dehors du bloc forestier équatorial, à une immense savane à Graminées. On peut affirmer qu'aucune autre catégorie trophique ne dispose d'une nourriture plus abondante et plus répandue. En d'autres termes, Ward (1964) écrit que les « *Quelea* sont si nombreux parce que leur nourriture est très abondante ». Mais il est clair que cet avantage est également profitable aux autres Granivores ; il faut donc admettre que les autres espèces seraient moins aptes que les *Quelea* à mettre à profit cette production.

2) *La bonne capacité voilière.* — Que les *Quelea* aient de bonnes capacités voilières est attesté par plusieurs faits : Plowes (1955) cite pour la Rhodésie du Sud et l'Afrique du Sud des reprises de *Quelea* bagués à plus de 1 000 km de distance ; au Sénégal, des Oiseaux bagués dans la région du lac R'Kiz (sud-ouest mauritanien) se sont fait reprendre jusqu'au Mali, à plus de 600 km (données non publiées). En 1954, nous eûmes la preuve que les Oiseaux d'une colonie allaient chercher du riz à 25 km de distance. Il est possible que ce déplacement soit exceptionnel, puisque la durée du trajet était compensée par la facilité de la récolte. Mais, en tout état de cause, les Oiseaux de la colonie en question parcouraient à chaque voyage 50 km et l'on doit supposer qu'ils faisaient ainsi chaque jour plusieurs centaines de kilomètres pour ravitailler leur nichée. La vitesse de croisière de *Quelea* est de l'ordre de 70 km/heure (observation personnelle). La plupart des mouvements semblent motivés par la recherche de la nourriture et tous les auteurs insistent sur cette mobilité des *Quelea*. Elle leur confère des avantages certains : possibilité de rechercher les meilleurs terrains de gagnage, et de se nourrir loin des points d'eau. Sans cette mobilité, la vie en colonies serait impossible, puisque la dimension de ces rassemblements oblige les oiseaux à aller se ravitailler à distance sous peine d'épuiser les abords. C'est grâce à cette faculté que les *Quelea* sont si redoutables, car ils sont capables d'exploiter efficacement toutes les céréales d'une région à mesure qu'elles arrivent à maturité. Lourens (1957), Disney et Marshall (1957) voient aussi dans cette mobilité un facteur de succès pour l'espèce.

Les Ptéroclididés et les Colombidés ont également de bonnes capacités voilières. Mais chez les Colombidés il est possible que la longue période de reproduction qui les caractérise limite cette mobilité (on ignore le rythme de reproduction d'un couple). Il n'en demeure pas moins que les Gangas et les Tourterelles parcourent chaque jour de longues distances pour se rendre aux points d'eau.

*Ploceus cucullatus* se livre également à des migrations de faible envergure au nord du Sénégal. *Pl. capitalis* (= *Pl. melanocephalus*) se déplace peu ; *Euplectes afra* s'agrège aux vols de *Quelea* (ainsi que les *Ploceus*) à condition que l'activité se déroule

non loin de l'eau. Toutes ces espèces ne s'évadent pratiquement pas de la vallée du fleuve proprement dite. *Passer luteus* est bon voilier et se comporte de manière assez comparable (d'après nos connaissances actuelles) à *Quelea*. Les Estrildidés ont dans l'ensemble de faibles capacités voilières.

3) *La faible dépendance vis-à-vis des sources d'eau libre.* — Il est parfois malaisé de distinguer les besoins d'eau en tant que tels d'autres facteurs écologiques (type de nourriture trouvée près de l'eau, abri contre la chaleur fourni par la végétation, etc...). Sans négliger cette complexité on peut cependant considérer globalement que certaines espèces ne paraissent pas pouvoir s'affranchir du voisinage de l'eau. C'est ainsi que pour *Lagonosticta senegala* l'eau est sans conteste un facteur limitant. De même, *Turtur abyssinica* et *Streptopelia decipiens* pénètrent loin en savane à la faveur des mares de pluie, mais se retirent dès leur assèchement. L'eau est le facteur qui limite l'exploitation de certains biotopes favorables sous d'autres rapports. Le Ferlo, vaste plaine à Graminées qui s'étend au sud du fleuve Sénégal et couvre plus du tiers du territoire sénégalais, était entièrement dépourvu de sources et de mares permanentes. Au cours des dix dernières années, on y a creusé de nombreux puits et abreuvoirs pour le bétail. Depuis lors les Colombidés, *Passer luteus* et *Quelea* y viennent nombreux. Ces espèces ont ainsi colonisé un nouvel habitat par disparition de ce seul facteur limitant.

Les Ptéroclididés (*Pterocles exustus*) et les Colombidés peuvent aussi, dans l'ensemble, s'affranchir considérablement du voisinage de l'eau libre ; mais ils ne peuvent boire, surtout les Ptéroclididés, que posés sur la terre ferme et non d'un perchoir, ni surtout en vol. Les Ptéroclididés sont très spécialisés dans leur façon de se désaltérer, ce qui paraît opposer certaines limites à leur extension, particulièrement sur de nouveaux habitats où les points d'eau sont artificiels.

Les *Ploceus* et *Euplectes* demeurent par contre dans le voisinage de l'eau, bien que leurs facultés leur permettent apparemment de s'en éloigner. *Passer luteus* et *Quelea* tout au contraire ne sont pas assujettis au voisinage de l'eau. Les *Quelea* ont la faculté de boire dans la plupart des situations : souvent à partir d'une branche qui plonge dans l'eau ou en se perchent sur un banc de sable ou de boue, mais aussi sans se poser à la manière des Oiseaux aériens (Hirondelles, Guépriers) : ainsi, un vol de *Quelea* se désaltère le matin au milieu du lac de Guier en tourbillonnant et en effleurant la surface. Les Estrildidés ne s'éloignent que peu de l'eau (sauf *Euodice cantans* et *Pytilia melba*).

4) *La résistance à la chaleur.* — Les *Quelea* peuvent rechercher leur nourriture sur le sol ensoleillé et ils supportent aisément la chaleur. A l'opposé, M. Y. Morel a observé que l'Estrildidé *Lago-*

*nosticta senegala* était particulièrement sensible aux fortes températures. Pendant les mois chauds on ne le voit jamais picorer au soleil, mais toujours à l'ombre dont il suit fidèlement le contour ; ainsi, un véhicule stationné attire souvent des *Lagonosticta* qui profitent d'une nouvelle surface ombragée. Contrairement à ce que l'on observe dans les régions tempérées, ce sont donc les mois frais à jours courts (décembre, janvier, février) qui offrent aux Estrildidés la plus longue durée journalière d'activités. On conçoit aisément que, dans les régions où le sol est surchauffé, les espèces capables de supporter la chaleur disposent d'un habitat plus vaste et d'une nourriture plus copieuse que celles qui sont limitées à exercer leur activité à l'ombre.

Les Ptéroclidés ne perchent pas et se tiennent en permanence sur le sol. Ils supportent très bien la chaleur. Les Colombidés sont également très résistants aux hautes températures et sont souvent les rares Oiseaux à demeurer actifs aux heures les plus chaudes.

*Passer luteus* paraît se comporter de manière comparable à *Quelea*. Les *Ploceus* et *Euplectes* vivent dans la végétation relativement dense non loin de l'eau et seraient moins tolérants à la chaleur. Les Estrildidés sont peu résistants.

5) *Le gréganisme*. — Le comportement grégaire est généralement interprété comme un moyen d'exploiter au mieux une source localisée et abondante de nourriture en dehors de la reproduction (Lack, 1954), ou comme une défense contre les prédateurs au cours de la reproduction (Crook, 1964). Chez les Laridés, la colonie va jusqu'à attaquer les prédateurs ; chez *Quelea* et les Plocéidés en général les nids peu accessibles ou très nombreux découragent ces derniers. La caractéristique principale de *Quelea* est son *gréganisme intégral*. Beaucoup d'espèces sont temporairement grégaires, souvent en dehors de la reproduction, plus rarement pendant celle-ci. *Quelea* se distingue par un gréganisme permanent qui affecte toutes ses activités. Crook, puis Ward (1965) ont insisté sur l'importance du gréganisme dans l'exploitation des ressources de la savane à Graminées. Chaque matin, lorsque les dortoirs où des centaines de milliers d'Oiseaux passèrent la nuit, commencent à se disloquer, on observe que certains vols perdent des Oiseaux tandis que d'autres en gagnent. Les groupes qui ont pu se nourrir facilement la veille se verraient augmentés de ceux qui se sont moins bien nourris. Il est certain en tout cas qu'une source de nourriture abondante attire rapidement de plus en plus de *Quelea*, jusqu'à une certaine limite toutefois. Le cas des rizières de Richard-Toll est remarquable à cet égard. Ce vaste ensemble uniforme était aperçu de loin par les Oiseaux et les « mouvements de rouleau » caractéristiques des *Quelea* en train de se nourrir servaient de signal à ceux qui se trouvaient à distance. On peut dire que les vols gigantesques observés sur ces rizières correspon-

daient à l'énorme réserve de nourriture que l'homme y avait fait pousser.

Chez les autres Plocéidés, on observe toute une gradation allant de la vie solitaire jusqu'au gréganisme complet. Les *Passer luteus*, assez proches écologiquement de *Quelea*, vivent par grands vols toute l'année et se reproduisent en colonies lâches mais vastes où chaque arbre n'héberge que deux ou trois nids au plus. La nuit, les Moineaux dorés se rassemblent en dortoirs, parfois mêlés à ceux de *Quelea*. Pour se nourrir, les *Passer luteus* se groupent aussi, mais la manière précise dont ils se comportent alors n'est pas connue. Ce Moineau n'occupe que la zone sahélienne, de l'Océan Atlantique au Nil ; il est assez commun pour faire l'objet de destructions organisées.

Les *Ploceus cucullatus* se reproduisent par colonies où quelques centaines à quelques milliers de nids sont souvent rassemblés sur un même arbre. En dehors de la reproduction, ils se déplacent par vols. Chez *Pl. capitalis* on trouve soit des juxtapositions de harems, soit de petites colonies. Cette espèce est moins coloniale que *P. cucullatus*. Les *Euplectes* nichent isolément dans les hautes herbes, mais en dehors de la reproduction, ils vivent plus groupés, souvent mêlés aux vols de *Quelea*. Seuls donc, les Plocéidés, parmi les Granivores qui nous intéressent, manifestent un comportement comparable à celui des *Quelea*.

Les Ptéroclididés vivent par bandes en dehors de la reproduction, mais les bandes ne montrent pas la même cohésion que chez les Plocéidés. Les Colombidés sédentaires sont peu grégaires, peut-être à cause de leur activité reproductrice quasi ininterrompue. Les Estrildidés ont également une longue saison de reproduction où la monogamie est de règle. En dehors de cette période, on rencontre des petites bandes chez plusieurs espèces.

Ajoutons que les Granivores migrants *Anas querquedula* et *A. acuta*, *Philomachus pugnax* et *Streptopelia turtur* se nourrissent, se déplacent et se reposent durant leur hivernage en immenses troupes ; à tel point qu'à distance on peut confondre un vol de *Philomachus* et un vol de *Quelea* quand ils évoluent au-dessus des rizières.

6) *Les particularités de la reproduction.* — Le trait marquant qui caractérise la reproduction des *Quelea* est d'être coloniale. Tous les observateurs ont été frappés par l'efficacité de ce système de nidification : les chiffres confirment cette impression. Morel et Bourlière (1955) et Ward (1965) indiquent un taux de succès (juvénils prêts à l'envol/nombre d'œufs pondus) de plus de 70 %. Ce rapport est comparable à ceux trouvés pour les espèces nichant dans les cavités : *Sturnus vulgaris* : 75,1, *Troglodytes aedon* : 79 (d'après Nice, in Welty, 1963). On ne peut assimiler cependant le nid de *Quelea* à une cavité, bien qu'il soit clos et que les œufs et

les jeunes y soient de ce fait mieux protégés. C'est indubitablement à la nidification en colonie qu'est due cette efficacité. Il convient, insistons sur ce point, de corriger ce chiffre en tenant compte des colonies qui échouent massivement ; certaines années, le taux de succès peut donc être abaissé considérablement.

Les nids sont construits rapidement, avec moins de soin que chez les *Ploceus*, sans aucun revêtement intérieur ni extérieur. Cependant, comme ils sont tissés à l'aide d'herbe verte, ils ont la résistance d'un ouvrage de vannerie. La construction du nid prend environ cinq jours au mâle *Quelea* ; le nid ne pèse que 15 g, un peu moins que le propre poids de l'Oiseau. Il n'est pas douteux que l'obligation pour les mâles d'aller cueillir leurs matériaux à distance (même situation que pour la nourriture) allonge la durée de la construction. Par comparaison, *Emberiza calandra*, met 2 jours, *Turdus migratorius*, 6 à 20 jours et *Aegithalos caudatus*, 9 jours (Welty, 1963). Il semble que la vitesse de construction des autres Plocéidés n'ait pas été notée. La situation du nid est un facteur important. Les *Quelea* ne cachent pas leur nid ; en revanche, celui-ci est difficilement accessible aux prédateurs. On peut considérer que les nids sont défendus de deux manières : d'abord par leur emplacement ; les arbres épineux sont délibérément recherchés (Morel et Bourlière, 1955). Pour qui a bagné de jeunes *Quelea* et a dû examiner de nombreux nids, la protection offerte par les épines n'est pas surestimée. De nombreuses observations faites en Mauritanie portent aussi à croire que les mâles en choisissant le site de leur colonie recherchent les lieux écartés d'où l'homme paraît absent — alors que *Ploceus cucullatus* affectionne au contraire les villages. Ensuite par la quantité de nids qui se trouvent rassemblés dans une colonie. On ne connaît qu'un cas (Savory, 1960) où des colonies furent détruites par prédation. Généralement, le volume même de la proie disponible sur une faible surface et en un temps limité dépasse les possibilités des prédateurs qui sont toujours des animaux largement dispersés.

Les nids de *Ploceus cucullatus* et *Pl. capitalis* sont plus élaborés que ceux de *Quelea* ; ils sont doublés intérieurement et leurs parois sont opaques. Visibles de loin, groupés en colonies de quelques centaines ou dizaines, ils doivent leur protection à leur emplacement : à l'extrémité de branches minuscules, au milieu d'un village, sur un palmier élevé, au-dessus de l'eau (Collias et Collias, 1964 ; Crook, 1963 b). Les nids d'*Euplectes afra* sont du même type que ceux de *Quelea* (Crook, 1963 a), dispersés dans les hautes herbes, parfois même dans le riz. Ils sont assez bien dissimulés mais accessibles ; comme ils ne sont pas groupés, la découverte d'un nid ne conduit pas nécessairement le prédateur aux autres (Crook, 1963 a). Les nids de *Passer luteus*, répartis à raison de deux à trois par arbuste, sont défendus par une enveloppe extérieure de branchettes épineuses, système employé aussi par



*Bubalornis*. Ceux des Estrildidés ont des formes globuleuses et sont faits de brins d'herbe sèche entassés et non tissés. Peu résistants, ils sont bien cachés, parfois logés dans un enchevêtrement d'épines ou près d'un nid d'Hyménoptères (*Polistes*). Chez *Lagonosticta* la construction du nid est de durée très variable selon que l'oiseau s'en dispense (si le substrat peut en tenir lieu) ou se livre à un volumineux travail pouvant peser jusqu'à 50 g. (7 fois le poids de l'oiseau) ; la construction se poursuit pendant l'incubation. Souvent, le nid est utilisé plusieurs fois.

Chez les Colombidés, le nid est une plate-forme rudimentaire de brindilles d'où les œufs semblent toujours sur le point de tomber. Ce nid léger est peu visible, mais les œufs sont mal protégés. Les Ptéroclididés nichent à même le sol et, en dehors des prédateurs, les feux de brousse pourraient être le principal danger encouru. La reproduction n'a lieu qu'après le passage du feu.

Le reproduction de *Quelea* ne dure qu'un mois environ (Morel et Bourlière, 1956). Ward (1965) la tient pour particulièrement rapide puisque les oisillons quittent le nid dès le 21<sup>e</sup> jour qui suit la ponte ; mais la confrontation avec les durées relevées pour d'autres espèces montre que les jeunes *Quelea* sont comparables sur ce point à d'autres Passereaux ; Sylvidés : 22-27 jours ; Alaudidés : 22-24 jours ; Carduélinés : 24-29 jours ; Embérizinés : 19-23 jours (d'après Nice, 1943). Ce qui paraît plus significatif c'est la *synchronisation* ; si la reproduction s'étalait sur une plus longue période, il n'est pas douteux que la prédation aurait plus de chances de s'exercer. Car une colonie est un appât extraordinaire : sur un hectare groupant 10 000 nids, soit 30 000 oisillons d'une dizaine de grammes, la biomasse est d'au moins 300 kg !

L'ensemble des avantages procurés par la reproduction coloniale assure un excellent rendement. *Un couple assure sa descendance en ne produisant que 2,8 œufs par saison*. Si l'on admet que la reproduction est une période particulièrement épuisante pour les adultes, on doit en conclure que les oiseaux chez lesquels elle est écourtée sont avantagés par rapport aux autres. Dans les régions tempérées, on ne connaît pas d'espèces dont la ponte soit si faible et unique ; en région néotropicale humide le fait, d'après Skutch (1949), n'est pas rare. Dans les savanes semi-arides du Sénégal, nous ne connaissons pas d'autre cas. D'autres espèces ne pondent que 2 à 3 œufs, mais la saison de reproduction prolongée peut laisser supposer plusieurs pontes. Chez *Quelea*, de plus, il y a reproduction à partir de la première année qui suit la naissance. Comparés aux *Quelea*, les autres Granivores sont loin de présenter les mêmes caractères dans leur système de reproduction. Chez *Passer luteus* on peut seulement remarquer que le nid est plus compliqué que celui de *Quelea* et que le système colonial n'est qu'esquissé ; mais on ne sait rien de la fécondité de cette espèce. *Ploceus cucullatus* et *Pl. capitalis* sont polygames et

*Pl. capitalis* ne se reproduit pas l'année qui suit sa naissance. Crook (1964) pense que la polygamie est une adaptation à exploiter un surplus abondant et saisonnier de nourriture; en augmentant la productivité des mâles. Il faut néanmoins tenir compte du fait que, chez les Plocéidés polygames les oiseaux de première année ne se reproduisent pas. Certains auteurs, par ailleurs, (Armstrong in Landsborough-Thomson, 1964) font remarquer que la mortalité des espèces polygames est supérieure à celle des monogames. Quoi qu'il en soit, il est possible que chez les *Ploceus* le taux de succès soit de 70 %, égal à celui de *Quelea* ; mais il serait surprenant qu'il lui fût supérieur. La reproduction très étalée de ces Tisserins suggère fortement qu'ils font plusieurs pontes, ce qui implique une plus grande dépense d'énergie que chez *Quelea*. On peut faire la même remarque pour *Euplectes afra*, dont les jeunes ne se reproduisent pas la première année qui suit leur naissance.

Les observations sur les Estrildidés sont encore fragmentaires ; seul *Lagonosticta senegalensis* est bien connu ; il semble qu'une partie au moins des données valables pour *Lagonosticta* le soit aussi pour les autres Sénégalais de la vallée du Sénégal. La reproduction dure neuf mois avec un maximum de quatre couvées par couple. Les jeunes peuvent se reproduire dès l'âge de quatre mois (aptitude commune aux Estrildidés). Mais cette haute productivité est contrebalancée par un taux de succès d'élevage très faible qui place *Lagonosticta* à l'opposé de *Quelea*. Il est permis de dire que le rendement de cette espèce est mauvais.

Chez les Colombidés la situation paraît assez comparable, bien que nous manquions de données pour l'ensemble de la famille. Le taux de succès a été calculé (Morel, 1967) pour *Streptopelia decipiens* où il est de 19,2 %, donc l'un des plus bas que l'on connaisse. La destruction des nids est due largement aux prédateurs. L'espèce est en état de reproduction toute l'année — de même que les autres espèces de Tourterelles. Comme chez les Estrildidés, une notable partie de l'énergie est consacrée à la reproduction. La reproduction des Pteroclididés s'étend sur quatre mois, mais le taux de succès est inconnu.

7) *La grande capacité d'adaptation.* — Comme les milieux naturels sont partout l'objet de transformations par l'homme, la plupart des espèces d'oiseaux devront s'adapter ou disparaître — sauf dans les réserves intégrales. L'importance de cette adaptation a bien été soulignée par le minutieux travail de Newton (1965) sur les Fringillidés d'Angleterre. La marge d'adaptation est importante pour la survie d'une espèce : elle conditionne son accès éventuel à une nouvelle niche, ou sa survie dans un habitat modifié. Les éléments du milieu auxquels un oiseau peut avoir à s'adapter sont variés : Points d'eau entièrement artificiels (sous forme d'abreuvoirs à bétail) ou situés en des endroits inhabituels (jardins ; lieux de gagnage nouveaux, l'oiseau pouvant avoir à s'intro-

duire dans des bâtiments, dans des villes, ou être amené à changer ses façons de percher pour se nourrir ; lieux de nidification, changements d'essences sur lesquels l'oiseau construit son nid, changement de matériaux pour le nid. Les *Quelea* ne sont certes pas encore menacés par le bouleversement de leur milieu ; bien au contraire, ils se nourrissent fréquemment aux dépens des cultures. Bien qu'ils ne soient pas anthropophiles au sens où on l'entend pour *Passer domesticus* ou *Lagonosticta senegala*, le voisinage de l'homme ne les effraie pas. On peut relever à l'actif de leur pouvoir d'adaptation bien des faits : on les trouve dans les jardins où ils se nourrissent dans les basses-cours ; ils pénètrent dans les hangars pour y percer les sacs de grains, s'installent sur les champs dès qu'ils arrivent à maturité... On a trouvé leurs nids sur des roseaux, des peupliers et des *Eucalyptus*, alors que l'espèce montre une grande répugnance naturelle à bâtir son nid sur des essences inertes ; en Mauritanie, en 1966, année de pluviosité défectueuse, on trouvait des nids à moins d'un mètre du sol et les *Euphorbia balsamifera* étaient exceptionnellement occupées.

Plusieurs autres Granivores témoignent aussi d'une bonne adaptabilité. Chez les Estrildidés, *Lagonosticta senegala* semble être le plus doué et le bénéficie qu'il retire du voisinage de l'homme est peu douteux ; il montre beaucoup d'éclectisme dans son habitat. Les autres espèces semblent plus étroitement localisées. *Passer luteus* est moins « souple » que *Quelea* : il s'attaquerait aux cultures moins rapidement et se rapproche peu des agglomérations. Les *Ploceus* sont anthropophiles, mais non *Euplectes afra*. Chez les Colombidés, *Streptopelia decipiens* et *St. senegalensis* sont les plus anthropophiles et montrent par là leur pouvoir d'adaptation. *Streptopelia roseogrisea* a su conquérir récemment le Ferlo en adoptant les abreuvoirs à bétail. Les *Pterocles* paraissent les moins adaptables.

## RESUME

*Quelea* est un des principaux Vertébrés utilisateurs de la production primaire des savanes à Graminées du Sahel. Une colonie de densité moyenne d'un hectare (12 400 nids) utilise pour la confection des nids 186 kg d'herbe (poids sec). La même colonie, poussins et parents compris, pendant les 18 jours que dure l'élevage des jeunes, consomme 1 845 kg de graines et 214 kg d'Arthropodes (poids sec). Le poids d'herbe utilisé pour les nids représente 27 % du tapis graminéen ; et la colonie absorbe par jour la biomasse d'Arthropodes de 17 hectares. Mais des colonies comptant jusqu'à 100 000 nids à l'hectare ont été observées : la consommation, à partir des mêmes données, serait alors multipliée par 9 environ.

Il apparaît que le mâle nourrit en moyenne 4,7 fois et la femelle 6 fois par jour. Ce faible nombre de visites, comparé à

celui d'autres espèces, est compensé par le volume considérable que les adultes transportent dans leur jabot. Il est bien adapté au mode de vie colonial.

Une étude synécologique de l'avifaune de la vallée du Bas-Sénégal montre que *Quelea* cohabite avec de nombreuses espèces graminivores apparemment compétitrices : Colombidés, Ptéroclydidés, Plocidés, Estrildidés et même Anatidés et Scolopacidés paléarctiques migrateurs qui se nourrissent sur les terrains inondés. Ces espèces diffèrent entre elles, moins par le type de nourriture (on trouve grosso modo les mêmes graines dans tous les contenus stomacaux) que par divers éléments de leur niche écologique. Les facteurs qui semblent avoir assuré à *Quelea* sa supériorité sont : 1) l'abondance du type de nourriture exploitée ; 2) sa bonne capacité voilière ; 3) sa faible dépendance de sources d'eau libre ; 4) sa résistance à la chaleur ; 5) le caractère grégaire et synchronisé de sa reproduction, et 6) sa grande capacité d'adaptation. Les autres espèces, comparées à *Quelea*, paraissent moins bien adaptées à l'exploitation des savanes à Graminées.

#### SUMMARY

The ecological impact of a nesting colony of the social weaver *Quelea quelea* upon a sahelian savanna of southern Mauritania has been estimated. The average density of nests was 12,400 per hectare, each nest being used by one breeding pair and 3 fledglings. The breeding season lasts a month and the nestling period 18 days. During that short time 186 kg/ha of grasses (dry weight) were used for building the nests, and 1845 kg/ha of seeds plus 214 kg/ha of insects were eaten by adults and young. In the area studied, the grass biomass averaged 700 kg/ha and the insect biomass (grass and shrub layers) only 0,70 kg/ha. The ecological impact of a breeding colony of *Quelea* upon the available resources (nest material plus food) of the savanna is therefore great and the birds have to collect their plant and animal food up to 10 kilometers from the colony. In very dense colonies reaching a density of 100,000 nests per hectare the limited amount of fresh grass blades required for « weaving » the nests may be a more important limiting factor than food.

The probable reasons of the success of *Quelea quelea* in african savannas are discussed. The more important are the abundance of their staple food, their excellent flight performances, their ability to live far from free water, to support high environmental temperatures and to breed in large colonies. Breeding is adjusted to take place at the time of the year when the standing crops of plants and insects reach their peak values. Furthermore *Quelea* is a very catholic species, quick to adapt itself to new situations.

## REMERCIEMENTS

Les données numériques exposées dans la première partie ont été recueillies au cours d'une tournée financée par l'Office de Lutte Anti-Aviaire (OCLAV). Cet organisme avait mis à notre disposition un technicien, Monsieur E. Tupinier, dont l'aide nous fut précieuse au cours de ce travail fastidieux. Le soin de déterminer les graines revint à Monsieur M. Bodard, professeur de botanique à l'Université de Dakar ; celui de déterminer les Invertébrés à Monsieur Ph. de Miré, entomologiste au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Que tous deux, qui acceptèrent ce travail ingrat, trouvent ici l'expression de ma gratitude. Notre étude sur la synécologie des Oiseaux de la Vallée du Sénégal fut financée, partie par l'OCLAV, partie par l'Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer (ORSTOM). L'ensemble de ces recherches a été dirigé par Monsieur le Professeur F. Bourlière qui a bien voulu relire et annoter ce manuscrit. Enfin, ma femme m'a aidé de ses critiques et suggestions au cours de la rédaction.

## BIBLIOGRAPHIE

- COLLIAS, N.E. et COLLIAS, E.C. (1964). — Evolution of Nest-building in the weaver-birds (Ploceidae). *Univ. of California Publ. Zool.*, 73 : 1-162.
- CROOK, J.H. (1960). — Studies on the social behaviour of *Quelea quelea* (L.) in French West Africa. *Behaviour*, 16 : 1-55.
- CROOK, J.H. (1962). — The adaptive significance of pair-formation type in weaver-birds. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 8 : 57-70.
- CROOK, J.H. (1963 a). — Monogamy, polygamy and food supply. *Discovery*, January, pp. 35-41.
- CROOK, J.H. (1963 b). — Nest structure in weaver birds. *Ibis*, 105 : 238-262.
- CROOK, J.H. (1964). — *The evolution of social organization and visual communication in the Weaver birds (Ploceinae)*. Leiden, Brill, 178 p.
- CROOK, J.H. (1965). — The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 14 : 181-218.
- DISNEY (de S.), H.J. et MARSHALL, A.J. (1957). — A contribution to the breeding biology of the weaver-finch *Quelea quelea* (L.) in East Africa. *CCTA/CSA Africa* (57) QB3 Bukavu, 9 p.
- ELGOOD, J.H. et WARD, P. (1963). — A snake attack upon a weaver bird colony. Possible significance of synchronous breeding activity. *Bull. B.O.C.*, 83 : 71-73.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LACK, D. (1966). — *Population studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- LANDSBOROUGH THOMSON, A. (1964). — *A new Dictionary of Birds*. London, Nelson.
- LOURENS, D.C. (1957). — Certain aspects on the biology of the red-billed Weaver *Quelea quelea lathamii* in South Africa. *CCTA/CSA Africa* (57) QB9, Bukavu, 8 p.
- MOREL, G. (1967). — *Contribution à la synécologie des oiseaux de la vallée du Sénégal*. Thèse Sciences, Paris.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1955). — Recherches écologiques sur *Quelea qu. quelea* (L.) de la Basse vallée du Sénégal. I. — Données quantitatives sur le cycle annuel. *Bull. Inst. franç. Afr. Noire*, A, 17 : 617-663.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1956). — Recherches écologiques sur les *Quelea quelea quelea* (L.) de la Basse Vallée du Sénégal. II. — La Reproduction. *Alanda*, 24 : 97-122.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1962). — La reproduction des Oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alanda*, 30 : 161-203 et 241-269.
- NEWTON, I. (1967). — The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis*, 109 : 33-98.

- NICE, M.H. (1943). — *Studies in the Life History of the Song Sparrow*. Vol. II. Linnean Society of New York (Dover reprint).
- PLOWES, D.C.H. (1955). — Queleas in Southern Rhodesia. *CCTA/CSA Africa* (55) 12/ *Joint Secretariat Bukavu*.
- SAVORY, C.R. (1960). — *Quelea* control in Southern Rhodesia. *C.R. Conf. Quelea Bamako CCTA/CSA*, 2 p.
- SKUTCH, A.F. (1949). — Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, 91 : 430-455.
- SUMMERS-SMITH, D. (1963). — *The house-sparrow*. London, Collins.
- WARD, P. (1964). — The War against the *Quelea* bird. *New scientist*, 396 : 736-738.
- WARD, P. (1965 a). — Feeding ecology of the Black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 174-214.
- WARD, P. (1965 b). — The breeding biology of the black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 326-349.
- WARD, P. (1966). — Distribution, systematics and polymorphism of the African weaver-bird *Quelea quelea*. *Ibis*, 108 : 34-40.
- WELTY, J.C. (1963). — *The life of Birds*. New York, A. Knopf.
- WILLIAMS, J.G. (1954). — The *Quelea* threat to Africa's grain crops. *East Afr. Agr. J.*, 133-136.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh and London, Oliver and Boyd.